

# Margalef y el espacio o porqué los ecosistemas no bailan sobre la punta de una aguja

J. Bascompte<sup>1</sup>, R. Solé<sup>2</sup>

(1) Estación Biológica de Doñana, CSIC. Apartado 1056, 41013, Sevilla. España

(2) Complex Systems Lab, Universitat Pompeu Fabra. Dr. Aiguadé 80, 08003 Barcelona. España.

Ramon Margalef fue un científico capaz de abstraer los componentes básicos del funcionamiento de la naturaleza. Para ello combinó como nadie ha hecho una visión naturalista rica y cultivada con un análisis analítico brillante. Margalef fue así un teórico, pero un teórico crítico precisamente porque entendía el potencial y limitaciones de la teoría. Uno de los aspectos que más criticaba de la teoría clásica era el de la omisión del espacio en modelos de dinámica de poblaciones. Estos modelos describen como una determinada población varía en el tiempo en función de una serie de factores como su densidad, las interacciones con otras especies y factores estocásticos. Desde los años 20 del siglo pasado, autores como Lotka, Volterra, Nicholson y otros habían iniciado una exitosa línea de trabajo en dinámica de poblaciones. Este trabajo fue muy influyente porque, por ejemplo, arrojó información sobre el origen de los ciclos en la dinámica de presas y depredadores, o sobre los mecanismos de exclusión competitiva. En algunos casos, no obstante, las predicciones de este tipo de modelos eran claramente insatisfactorias. Tal vez el ejemplo más conocido nos lo proporciona el modelo de Nicholson y Bailey que describe la dinámica de insectos y sus parasitoides, ejemplos de depredadores muy especializados que ponen sus huevos dentro o en la superficie del cuerpo de sus víctimas. Este modelo captura los ingredientes básicos de la interacción entre las dos especies: el número de insectos huéspedes la próxima generación es función de las crías no parasitadas de esta generación que podrán reproducirse. De forma similar, por cada larva parasitada esta generación surgirá un determinado número de parasitoides en la próxima estación. Nicholson y Bailey querían entender las condiciones por las que dichas interacciones persisten en el tiempo en forma de ciclos más o menos complejos. Pero curiosamente, el modelo predice la extinción inexorable de los parasitoides.

Margalef siempre conjeturó que el espacio, no solo el tiempo, jugaba un papel muy importante en la persistencia de poblaciones y comunidades. En un artículo publicado en 1986 hizo explícita su crítica a modelos no espaciales de forma irónica, reflejo de su tremenda formación humanista. Para Margalef era chocante que después de tantos siglos haciendo burla sobre la pregunta medieval de cuantos ángeles pueden bailar sobre la punta de una aguja, trabajáramos con modelos de poblaciones que ignoran el espacio, es decir, asumen a toda una población bailando sobre la punta de un alfiler (ver Fig. 1). La gran pregunta era hasta que punto toda la teoría que se había generado con modelos no espaciales se vería afectada por la introducción del espacio.

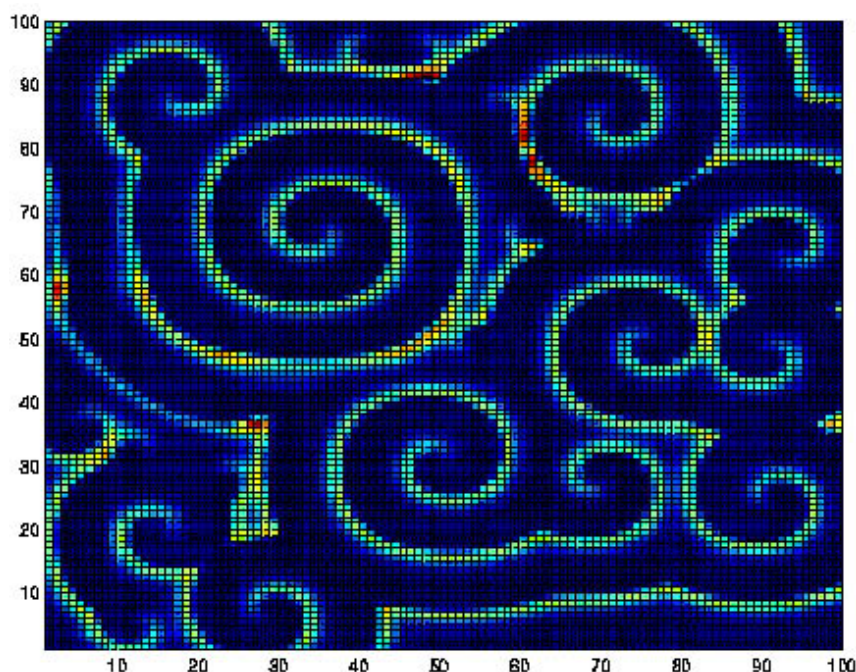


**Figura 1.** La omisión del espacio en modelos ecológicos fue criticada irónicamente por Margalef: los ecosistemas no bailan sobre la punta de un alfiler! Dibujo de R.V. Solé

Nuestro trabajo se vio muy influenciado por esta obsesión de Margalef. Empleando una aproximación a la realidad basada en modelos muy simplificados, introducíamos el espacio en modelos de poblaciones considerando una especie de tablero de ajedrez. Cada celdilla de dicho tablero representa un rodal de vegetación o isla. En dicho rodal, la dinámica de la población viene descrita por el modelo en cuestión, pero ahora se añade el hecho de que una fracción de individuos pueden migrar a rodales vecinos. Bajo esta formulación tan sencilla uno puede explorar hasta qué punto resultados clásicos de dinámica de poblaciones y comunidades se ven alterados por la inclusión del espacio. Estos trabajos de la década de los 90, propios y de otros grupos como el de Mike Hassell del Imperial College en U.K. y el de Alan Hastings en Davis, California - por mencionar un par de ejemplos- pusieron en evidencia que bajo este componente espacial se favorecían las condiciones para la coexistencia de la diversidad. La teoría, de esta manera, se acercaba hacia el 'barroco de la naturaleza' como solía referirlo Margalef. Por ejemplo, el modelo de huésped-parasitoide era ahora persistente en el tiempo. Aún cuando localmente algunas poblaciones se extinguen, se da una coexistencia geográfica ya que esas extinciones pueden compensarse mediante recolonizaciones a partir de rodales vecinos.

Otro sistema particularmente relevante, muy estudiado en ecología teórica es el de dos especies en competencia. Aunque la teoría clásica sugiere que bajo un amplio rango de condiciones dos especies deben excluirse entre sí, descubrimos que la simple inclusión del espacio daba lugar, a nivel del paisaje, a la coexistencia de ambas especies. Esto es debido a que el proceso de extinción local, muy dependiente de las condiciones iniciales, no era el mismo en cada rodal. Así, localmente la predicción clásica seguía siendo válida, pero a la escala del sistema completo perdía validez dado que de hecho la exclusión de una especie dependía del lugar concreto y por tanto de la historia previa del sistema.

En los casos anteriores, la coexistencia de las poblaciones está muy ligada a un fenómeno de autoorganización espacial en el que fruto del acoplamiento de la dinámica no-lineal y la dispersión local se forman estructuras espaciales definidas por densidades poblacionales variables. Un ejemplo es la formación de ondas espirales en el sistema huésped-parasitoide (ver Fig. 2).



**Figura 2.** Modelos espaciales de dinámica de poblaciones predicen la coexistencia de insectos y sus parasitoides, una coexistencia muy ligada a patrones de organización espaciales como estas ondas espirales. Cada celda representa la densidad de una población local (codificada por un color) que intercambia individuos con las celdas vecinas. A pesar de que la distribución inicial era homogénea, se forman patrones en los que picos de abundancia se transmiten por el espacio en forma de espiral.

Dichas ondas corresponden a la transmisión de altas densidades de una de las especies que se propaga a lo largo del espacio. Este fenómeno ni era nuevo ni exclusivo de los sistemas ecológicos. Es un patrón muy general en todo tipo de sistemas no-lineales difusivos. Alan Turing, el ilustre matemático famoso por concebir el precursor de los modernos ordenadores y por romper el sistema de encriptación utilizado por los nazis durante la segunda guerra mundial, había ya demostrado como la combinación de difusión pasiva y dinámica no-lineal creaba espontáneamente estructuras espaciales coherentes. Otros autores habían descubierto ondas espirales en reacciones químicas alejadas del equilibrio y demás sistemas físicos y biológicos. La ecología no era una excepción, y esta similitud con otros sistemas físicos entraba muy de lleno en la percepción física de la biosfera que poseía Margalef. Para él, los ecosistemas eran sistemas físicos que obedecían unas pocas reglas, seguramente de carácter prohibitivo, como la segunda ley de la termodinámica.

El hallazgo de este tipo de patrones autoorganizativos puede parecer una curiosidad teórica, pero de hecho este resultado ilustra hasta que punto la teoría puede abrir nuevas perspectivas en una ciencia como la ecología de poblaciones. También en la misma década de los noventa, la década de la ecología espacial, varios investigadores testaron la existencia de este tipo de fenómenos en poblaciones reales. Equipos como los de Susan Harrison en Davis, Veijo Kaitala y Esa Ranta en Finlandia, Ottar Bjornstad y Brian Grenfeld en Cambridge, y Sandy Liebhold en West Virginia, hallaron evidencias de patrones autoorganizativos como los predichos por la teoría. Un buen ejemplo nos lo da la epidemiología, ya que existen registros de gran calidad, a lo largo del tiempo y del espacio, de la incidencia de algunas enfermedades infecciosas como el sarampión. La incidencia de esta enfermedad en las series estudiadas se propaga siguiendo ondas espirales. De forma similar, la dinámica de poblaciones de roedores en el norte de Europa y de algunas especies de polillas en los bosques de los Alpes experimentan este mismo tipo de patrón. Por lo tanto, estos resultados de formación de patrón espaciales no son meramente una curiosidad matemática, sino una propiedad de la naturaleza. Lo más importante es que la caracterización de este fenómeno tiene importantes implicaciones para la persistencia de las poblaciones. Por ejemplo, la introducción de medidas de vacunación masiva en el Reino Unido tuvo como efecto indirecto el romper la sincronía espacial en la propagación de la enfermedad. Eso hizo que diferentes poblaciones oscilaran de forma desacoplada lo cual hace más difícil la erradicación global (incidencias bajas en una localidad se ven compensadas por incidencias altas en otra localidad). Este caso ilustra magníficamente como la omisión del componente espacial puede inducir a predicciones erróneas. De la misma forma, en biología de la conservación, el conocimiento de la sincronía espacial en la dinámica de las poblaciones es muy importante a la hora de establecer riesgos de extinciones globales.

La ecología espacial ha abierto nuevas formas de comprender la naturaleza y sus interacciones. Y como en toda buena ciencia, ha generado nuevas preguntas, relacionadas con la evolución de las especies, las interacciones con patógenos e incluso el papel de la extinción y la coevolución de los ecosistemas como entidades conectadas. Muchas de estas preguntas están ya presentes en la obra y la docencia que deja Margalef, que influenció mucho nuestro trabajo en ecología espacial, tanto en la visión global del problema como en mantener una aproximación crítica a los propios modelos. Después de todos estos años, uno no puede dejar de admirar la capacidad de intuición de Margalef que tanto se anticipó a su tiempo.

## Referencias

- Bascompte, J. y Solé, R.V. 1995. Rethinking complexity: modelling spatiotemporal dynamics in ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 361-366.
- Bascompte, J. y Solé, R.V (eds). 1998. Modeling spatiotemporal dynamics in ecology. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Bascompte, J. y Solé, R.V. 1998. Spatiotemporal patterns in nature. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 173-174
- Bjornstad, O.N., Peltonen, M., Liebhold, A.M. y Baltensweiler, W. 2002. Waves of larch budmoth outbreaks in the European Alps. *Science* 298: 1020-1023.
- Grenfell, B.T., Bjornstad, O.N. y Kappey, J. 2001. Travelling waves and spatial hierarchies in measles epidemics. *Nature* 414: 716-723.
- Hassell, M.P., Comins, H.N. y May, R.M. 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature* 353: 255-258.
- Margalef, R. 1980. La biosfera, entre la termodinámica y el juego. Editorial Omega, Barcelona, España.
- Margalef, R. 1986. Reset successions and suspected chaos in models of marine populations. En *International symposium long term changes in marine fish populations*, pp. 321-344. Vigo, Spain.
- Maron, J.L., y Harrison, S. 1997. Spatial patterns formation in an insect host-parasitoid system. *Science* 278: 1619-1621.
- Ranta, E., Kaitala, V., y Lundberg, P. 1997. The spatial dimension in population fluctuations. *Science* 278: 1619-1621.
- Tilman, D. and Kareiva, P. (eds). 1997. Spatial ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions. Princeton University Press, Princeton, USA.